亚热带植物春季和秋季物候格局及其对气候变化的响应

陈沁，唐欣然，薛乾怀，王鑫洋，杜彦君*

（海南大学 林学院，海口 570100）

摘　要：全球变暖导致的物候变化已经对生物多样性和生态系统产生了重要影响。与温带和寒带相比，亚热带物候学的研究相对较少。秋季物候的研究也十分缺乏，不同功能群植物的物候对气候变化的响应是否存在差别，都有待我们进一步研究。为了研究亚热带植物春季和秋季物候对气候变化的响应以及不同功能群间的差异性，该研究利用长沙植物园 25 种木本植物 20 年的物候观测数据，根据 AIC 信息标准，先筛选各物种最佳温度和降水模型，再利用 Wilcoxon 秩和检验分析不同功能群的物种对温度的响应是否一致。结果表明：（1）大多数物种的春季物候和秋季物候都对温度变化响应显著，展叶与开花的提前速率分别是 3.76 d/℃ 和 6.53 d/℃，叶变色与落叶的推迟速率分别是 16.66 d/℃ 和 3.50 d/℃。（2）仅部分物种的春季（展叶物候：60%，开花物候：35%）和秋季物候（叶变色物候：25%，落叶物候：13%）对降水显著响应。（3）除了不同落叶性物种（常绿和落叶之间）的展叶物候表现出对气候的响应有显著差异，其他不同功能群的物种对气候的响应均无显著差异。该研究结果说明亚热带地区植物春季物候显著提前，秋季物候显著推迟，且亚热带地区不同功能群的物种对温度的响应大部分无显著差异，表明气候变化对亚热带地区不同功能群的影响程度大部分趋同。

关键词：展叶，开花，叶变色，落叶，功能群，全球变暖

中图分类号：Q948

DOI:10.11931/guihaia.gxzw202110049

Spring and autumn phenology patterns of subtropical plants and their responses to climate change

CHEN Qin, TANG Xinran, XUE Qianhuai, WANG Xinyang, DU Yanjun*

(*College of Forestry, Hainan University*, Haikou 570100, China）

Abstract: Phenological changes caused by global warming have already impacted global biodiversity and ecosystems. Compared to temperate and boreal zones, subtropical phenology has been studied relatively less. It remains largely unknown that how autumn phenology response to climate change and how the responses vary among different functional groups. In order to investigate the spring and autumn phenological responses of subtropical plants to climate change and whether the responses vary in different functional groups, an 20-year observational phenological datasets for 25 woody species in Changsha, Hunan Province was used, and based on the AIC information standard, the best temperature and precipitation models of each species were selected. Wilcoxon test was applied to analyze the consistency of species’ responses to temperature for different functional groups. The results showed that (1) Leaf-out time and

收稿日期：2021-12-26

基金项目：海南省自然科学基金（320RC504）[Supported by Natural Science Foundation of Hainan Province (320RC504)]。

作者简介：陈沁（1997-），硕士，主要研究方向为植物物候学，（E-mail）chenqin19971997@163.com。

***通信作者：**杜彦君，副研究员，研究方向为植物物候学，（E-mail）yanjun.du@yahoo.com。

flowering time were significantly responded to temperature for most species by advancing their leaf-out time and flowering time on average 3.76 d/ ℃ and 6.53 d/ ℃, respectively. Leaf-coloration and defoliation time were significantly responded to temperature for parts of the species by delaying on average, 16.66 d/ ℃ and 3.50 d/ ℃, respectively. (2) Only part of the species showed significant response to precipitation in spring（leaf-out phenology: 60%; flowering phenology: 35%）and autumn (leaf-coloring phenology: 25%; defoliation phenology: 13%). (3) There were no significant differences in response to temperature change among different functional groups, except species of different deciduousness showed a significant difference in response to temperature change. We concluded that the spring phenology of plants in the subtropics was significantly advanced and the autumn phenology was significantly delayed and different functional groups converge on their response to climate change.

Keywords: leaf-out, flowering, leaf-coloring, defoliation, functional groups, global warming

植物物候常被认为是生态系统对气候变化响应的最敏感指标之一（Schwartz, 1999; Parmesan, 2006）。全球变暖导致的物候变化已经对生物多样性和生态系统产生了重要影响（Jolly et al., 2004; Ahrends et al., 2009）。亚热带地区占世界生物多样性比重较大，并且维持着许多重要的生态关系和过程，且构成气候系统和全球水、碳和营养循环的很大组成部分（Myers et al., 2000; Bonan, 2008）。然而，以往的研究绝大多数都聚焦于温带植物物候对气候变化的响应（Root et al., 2003; Dai et al., 2013; Du et al., 2017），气候对亚热带地区植物物候变化的影响却少有研究。了解亚热带地区的物候变化对填补我们科学认识的空白很有必要，并对有关气候和其他政策的管理实践也至关重要（Peñuelas et al., 2009; Morellato et al., 2016; Du et al., 2019）。

越来越多的温带地区物候研究表明，北半球的春季物候期开始得更早（Morin et al., 2010; CaraDonna et al., 2014; Everill et al., 2014）。一项针对 542 种欧洲植物的荟萃分析发现，78%的物种展叶和开花时间提前（Menzel et al., 2006）。相比之下，亚热带的物候调控机制仍基本未知（Du et al., 2019）。在亚热带地区，温度很少下降到 5 ℃以下，然而 5 ℃被认为是温带植物满足冬季低温需求的必要条件（Zohner & Renner, 2014; Fu et al., 2015; Chuine et al., 2016; Zohner et al., 2016）。因此，亚热带植物通常不会暴露在冬季低温中。最近几项研究表明，亚热带木本植物可能不会受到冬季寒冷的影响（Qian et al., 2021; Song et al., 2021），温暖的秋冬温度可能会促进叶芽和花芽的生长，从而在次年春季提前开花（Song et al., 2021）。降水也可会影响亚热带植物的物候期。对浙江古田山亚热带常绿阔叶林植物物候研究发现，降水可以促进植物的春季开花物候（胡小丽等，2015）。以分布广泛的多年生草本植物绶草（*Spiranthes sinensis*）为研究对象，对 116 年间的标本数据进行研究，发现湿润区与非湿润区之间表现出对气候变暖相反的物候响应方式，湿润区开花提前，而非湿润区开花推迟（Song et al., 2020）。

相比春季物候，即便在开展研究较多的温带和极地生态系统，对秋季物候（如叶衰老）的研究仍然较少。这是由多个因素造成的，其中包括秋季物候驱动因子较复杂，秋季物候持续时间较长，以及人们对春季开花物候的兴趣较浓（Gallinat et al., 2015）。尽管如此，秋季物候有其重要的生态学和进化意义，也是气候变暖对生态系统影响的重要组分。近几年，秋季物候对气候变化的响应已经成为一个研究热点。叶衰老已经呈现出随温度变暖而推迟的趋势（Gallinat et al., 2015），然而秋季叶片衰老与秋季气温的关系要弱一些（Menzel et al., 2003）。干旱会加速叶变色和叶脱落，而充足的水分条件会推迟叶片的衰老速度（Leuzinger et al., 2005）。然而，对亚热带秋季物候与气候变化的研究，至今少见（Song et al., 2021）。由于人们还不了解秋季叶衰老期的环境驱动因子，导致未来对亚热带地区生长季的估算有很大的不确定性，造成区域和全球碳吸收和碳平衡的不准确估算（Zani et al., 2020）。

不同功能群物种的物候对气候变化的响应可能存在差异，而该方面的研究还比较缺乏。植物的开花与展叶时间已经被证实与几个重要的功能群有联系，如生长型（Molau et al,. 2005; Panchen et al., 2014; Du et al., 2015）、传粉方式（Du et al., 2015）、果实类型（Bolmgren & Lönnberg, 2005; Du et al., 2015）、落叶性（Panchen et al., 2014）、种子扩散方式等都会影响植物的繁殖物候（Sargent & Ackerly, 2008; Devaux et al., 2014）。但是针对不同功能群的物候对气候变化的响应差异的研究很少有报道。

本研究基于中国物候监测网长沙站点记载的 1963—2008 年的物候数据，来研究并解答以下 3 个科学问题：（1）亚热带植物春季物候是否受温度和降水影响？（2）亚热带植物秋季物候是否受温度和降水影响？（3）不同功能群植物的物候对气候变化的响应是否有差异？

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 研究地概况

湖南长沙植物物候监测点（109.5 E、24.2 N），地处华中平原地区，年平均气温 17.41 ℃，每年 7 月为最高气温，温度为 29.11 ℃，1 月为最低气温，温度为 5.15 ℃。该地区年平均降水量为 1 320 mm，且主要集中在春季和夏季（3—8 月）。该研究地点属于中亚热带湿润地区（郑景云等，2010）。

1.1.2 物候数据

本文选用的物候观测资料来自中国物候观测网（Chinese Phenology Observation Network, CPON）。依据观测序列较长和连续性较好的原则，选择含观测期内（1963—1965 年，1973—1974 年，1983—1991 年，2003—2007 年）的展叶始期、始花期、叶变色期和落叶期的物候观测记录。为了满足统计分析的最小样本量，我们排除了数据少于 8 年的物种（Lessard-Therrien et al., 2014; Song et al., 2021），共有 25 个物种有充足的展叶期数据，隶属于 16 科 24 属；有 20 个物种有充足的开花期数据，隶属于 14 科 20 属；有 16 个物种有充足的叶变色期数据，隶属于 11 科 14 属；有 15 个物种有充足的落叶期数据，隶属于 11 科 14 属（表 1，表 2）。

1.1.3 气象数据

我们用月度气候数据进行分析，包括月平均温度和月平均降雨量（1963—2008），这些数据均从“气候研究单位 0.5 °×0.5 °栅格数据集”上获取 （CRU TS ver. 4.04, <www.cru.uea.ac.uk/>, Harris et al., 2020）。

2.1 研究方法

物候观测数据采用儒略日的换算方法。将逐年物候事件出现的日期转化成距 1 月 1 日的实际天数。本文利用物候事件发生前 11 个月与物候事件发生当月组成的时间序列，对单月温度、连续 2 个月平均温度、连续 3 个月平均温度与物候期进行回归分析，筛选最佳的温度模型。这与之前的相关研究方法一致（Beaubien & Freeland, 2000; Miller-Rushing & Primack, 2008; Cook et al., 2012; Mazer et al., 2013; Du et al., 2017）。用物候事件发生前 2 个月与物候事件发生当月组成的时间序列，对单月降水、连续 2 个月平均降水、连续 3 个月平均降水数据与物候期进行回归分析，筛选最佳的降水模型。根据 AIC 信息标准，筛选各物种最佳模型。

物候期与温度的线性回归模型的斜率被定义为物候期对温度的敏感性。物候期对降水的敏感性也同样被定义。本文利用线性回归分析降水和温度对植物物候的影响，更陡的斜率代表物种物候期对气候响应更大。

根据传粉方式（风媒与虫媒）、果实类型（肉果与干果）、落叶性（常绿与落叶）对研究物种进行了功能群划分。传粉方式是根据《中国植物志》（*http://frps.eflora.cn/*）的记载，

根据花的形态来划分的。具有鲜艳花被的植物属于虫媒传粉；花被少或无花被、柱头表面大量暴露、花粉量多、无花蜜的植物属于风媒传粉。果实类型分为肉质果实型和非肉质果实型。非肉质果实类型包括蒴果、荚果、坚果、翅果等果肉干瘪的果实，而浆果、梨果、柑果、核果和肉质聚合果等果肉富含水分的是肉质果实类型（胡小丽等，2017）。常绿树种一年四季都能保持常绿的特性，落叶树种在秋冬季节或旱季叶全部脱落。在本研究中风媒花植物有 18 种，虫媒花植物有 7 种。肉质果实型植物 8 种，干果植物 13 种。常绿植物 6 种，落叶植物 19 种。

本研究利用线性回归检验物候事件的早晚与温度的关系；利用 Wilcoxon 秩和检验分析不同功能群的物种对温度的响应是否一致。因为对降水敏感的物种比例较小，本文暂且不考虑不同功能群对降水的响应差异。本文所有统计分析用 R 语言 4.0.3 版(R core team, 2020)。

2 结果与分析

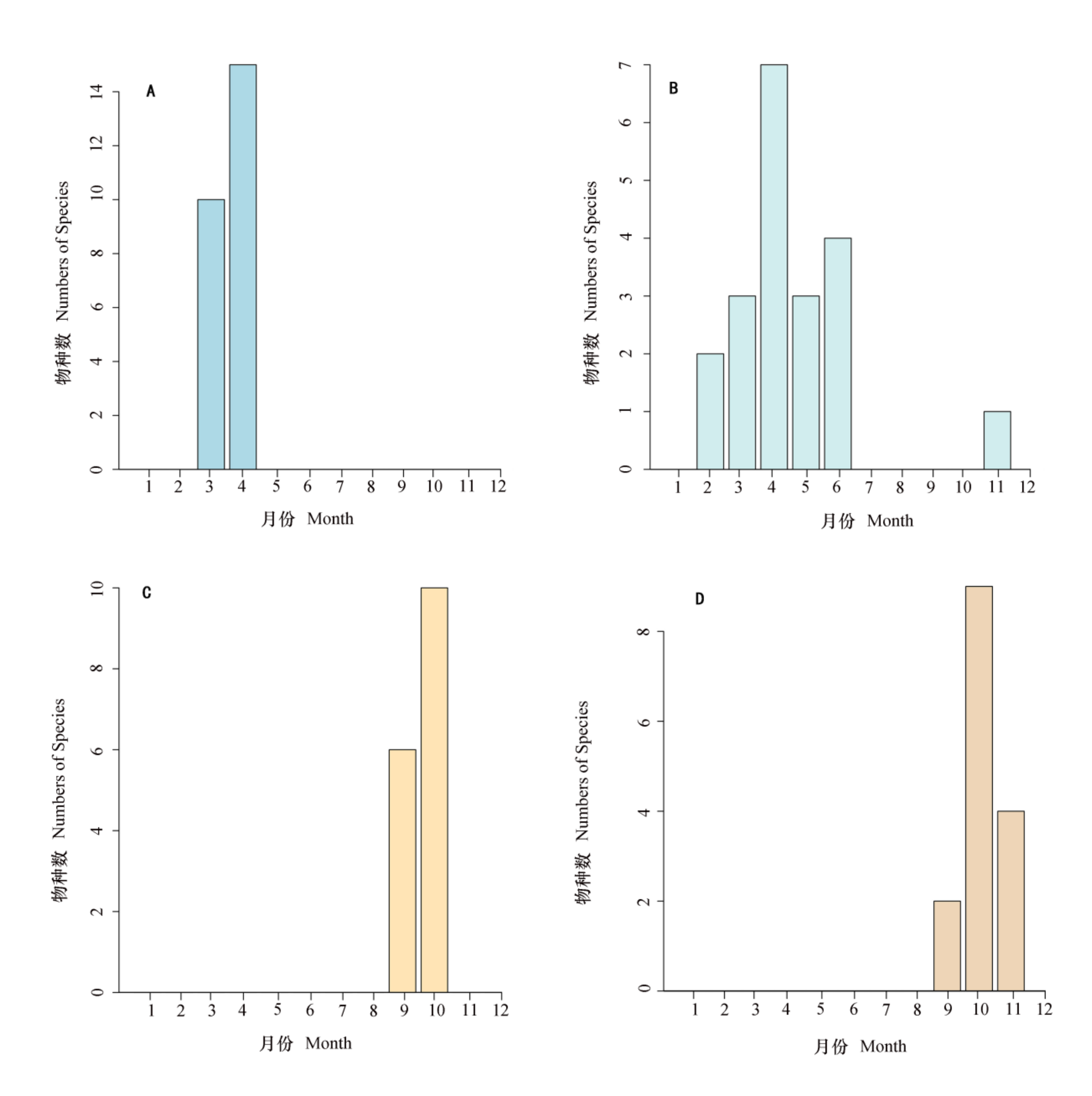
2.1 物候格局

25 个物种的展叶始期都集中在 3 月和 4 月（图 1：A）。其中，40%的物种展叶集中在 3 月，60%的物种展叶集中在 4 月。所有物种展叶平均日期为 4 月 4 日。展叶最早的物种是枇杷（*Eriobotrya japonica*，3 月 5 日），最晚的物种是荷花玉兰（*Magnolia grandiflora*，4 月 27 日）。

20 个物种的开花时间比较分散，分布在 2—6 月和 11 月（图 1：B），平均开花日期为 5 月 4 日。其中 4 月开花物种最多（35%），其次主要集中在 6 月（20%），3 月（15%），5 月（15%）。开花最早的是檫木（*Sassafras tzumu*），2 月开花（2 月 16 日）；最晚开花的是枇杷，11 月开花（11 月 9 日）。

叶变色主要集中在 9 月和 10 月（图 1：C）。16 个物种的平均叶变色日期是 10 月 2 日。9 月占比 37.5%，10 月占比 62.5%，其中最早叶变色的物种是紫玉兰（*Yulania liliiflora*，9 月 10 日），最晚叶变色的物种是合欢（*Albizia julibrissin*，10 月 30 日）。

落叶物候主要集中在 9 月、10 月和 11 月（图 1：D），其中 9 月落叶物种数占全部物种比为 13%，10 月占比 60%，11 月占比 27%。15 个物种的平均落叶期为 10 月 21 日，落叶最早的物种是紫荆（*Cercis chinensis*，9 月 22 日），最晚的物种是枣（*Ziziphus jujuba*，11 月 5 日）。



A. 展叶；**B**. 开花；**C**. 叶变色；**D**. 落叶。

A. Leaf-out; **B**. Flowering; **C**. Leaf-coloring; **D**. Foliage.

图 1 物候格局图

Fig.1 Phenological patterns

2.2 春季物候对气候变化的响应

关于展叶物候，25 个物种里面有 20 个物种（80%）对温度显著敏感（表 1）。只有梧桐（*Firmiana simplex*）和香椿（*Toona sinensis*）的展叶期与温度之间表现出显著的正相关关系，其他 18 个种表现出与温度的显著负相关关系（表 1）。展叶时间对温度的平均敏感性为-3.76 d/℃，敏感性从-17.03 d/℃（荷花玉兰）到 15.95 d/℃（构树 *Broussonetia papyrifera*），且绝大多数物种（80%）的展叶时间与 1—4 月温度有高相关性（表 1）。14 个物种（60%）的展叶期对降水显著敏感，且均表现出与降水有显著正相关关系（表 1）。展叶时间对降水的平均敏感性为 0.21 d/mm，敏感性从-0.04 d/mm[油茶（*Camellia oleifera*）]到 0.48 d/mm[杉木（*Cunninghamia lanceolata*）]，且所有物种都表现出对 1—4 月降水的相关性（表 1）。60%的物种表现出对温度和降水的交互作用敏感（表 1）。

关于开花物候，17 个物种（85%）对温度敏感显著，且均表现出与温度之间的负相关关系（表 1）。开花时间对温度的平均敏感性为-6.53 d/℃，敏感性范围从-21.15 d/℃（杉木）

到 13.38 d/℃（檫木），且大多数物种（75%）表现出对 2—5 月温度的高敏感性（表 1）。只有 7 个物种（35%）的开花物候表现出对降水敏感，且除了合欢，都表现出与降水的正相关关系（表 1）。开花时间对降水的平均敏感性为 0.10 d/mm，敏感性范围从-0.13 d/mm（檫木）到 0.51 d/mm（杉木），且 75%的物种都表现出对 1—4 月降水的相关性（表 1）。仅有 35%的物种表现出对温度和降水的交互作用敏感，它们是板栗（*Castanea mollissima*），楝树，南酸枣，杉木，玉兰，樟树，紫荆（表 1）。

2.3 秋季物候对气候变化的响应

关于叶变色物候，12 个物种（75%）的叶变色时间表现出对温度显著敏感（表 2）。其中只有玉兰的叶变色期与温度有显著负相关，其他物种的叶变色期与温度都存在显著正相关关系（表 2）。叶变色时间对温度的平均敏感性为 19.90 d/℃，敏感性范围从-11.58 d/℃（玉兰）到 37.47 d/℃（楝树）。叶变色时间对降水的平均敏感性为-0.08 d/mm，且只有 4 个物种（25%）表现出对降水显著敏感，它们是枫杨、南酸枣、乌桕、水杉（*Metasequoia glyptostroboides*）。2 个物种（枫杨和紫玉兰）表现出对温度和降水的交互作用敏感（表 2）。

关于落叶物候，11 个物种（73%）的落叶时间对温度显著敏感（表 2）。其中 5 个物种与温度有显著的负相关关系，6 个物种的落叶时间与温度有显著的正相关关系。落叶时间对温度的平均敏感性为 4.56 d/℃（表 2）。只有两个物种（13%）的落叶物候表现出对降水敏感（表 2）。47%的物种表现出对温度和降水的交互作用敏感。

表 1 展叶物候和开花物候的基本信息和回归模型的参数估计

Table 1 Basic information of leaf-out phenology and flowering phenology and parameter estimation of regression model

中文名 Chinese name 拉丁名 Latin name	展叶物候 Leaf-out phenology								开花物候 Flowering phenology							
	年数 N	月份 Month	物候期 Julian day	最佳温度月份组合 Best temp month model	斜率 1 Slope1（d/℃）	最佳降水月份组合 Best pre month model	斜率 2 Slope2（d/mm）	温度*降水 Temp*pre	年数 N	月份 Month	物候期 Julian day	最佳温度月份组合 Best temp month	斜率 1 Slope1（d/℃）	最佳降水月份组合 Best pre month	斜率 2 Slope2（d/mm）	温度*降水 Temp *pre
合欢 *Albizia julibrissin*	19	4 月 Apr.	109	2+3	-7.04***	2+3	0.18*	0.24***	19	6 月 Jun.	155	3+4+5	-12.49*	6	-0.12*	-
构树 *Broussonetia papyrifera*	19	3 月 Mar.	90	8+9	15.95	3	0.30*	-	17	4 月 Apr.	108	2+3+4	-6.17**	3	0.06	-
油茶 *Camellia oleifera*	11	4 月 Apr.	96	2+3	-3.19	4	-0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-
板栗 *Castanea mollissima*	16	4 月 Apr.	95	3	-4.69***	2+3+4	0.16	-	16	5 月 May.	139	4+5	-7.31	3	0.18*	0.01*
紫荆 *Cercis chinensis*	20	3 月 Mar.	86	2+3	-4.21*	1+2+3	0.34**	0.04***	20	3 月 Mar.	86	2+3	-6.81**	1+2+3	0.28*	0.03**
南酸枣 *Choerospondias axillaris*	18	3 月 Mar.	91	2+3	-5.29***	2+3	0.14	0.01*	17	4 月 Apr.	111	2+3	-8.01**	3	0.08	-0.04*
樟树 *Cinnamomum camphora*	14	3 月 Mar.	85	1+2+3	-7.72**	1+2+3	0.22	0.03*	14	4 月 Apr.	120	2+3+4	-9.72**	2+3+4	0.27	-0.07*
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	17	4 月 Apr.	110	2+3+4	-10.27	2+3	0.48*	-	11	3 月 Mar.	78	8+9+10	-21.15*	1+2+3	0.51*	0.02*
枇杷 *Eriobotrya japonica*	15	3 月 Mar.	65	1+2	-5.25*	3	0.20**	-0.04**	10	11 月 Nov.	314	8	7.96	11	-0.1	-
梧桐 *Firmiana simplex*	19	4 月 Apr.	103	11+12+1	7.96*	2	0.08	-	17	6 月 Jun.	161	12	-8.39*	4+5+6	0.13	-
胡桃 *Juglans regia*	10	4 月 Apr.	105	11	10.87	2+3	0.19	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-
女贞 *Ligustrum lucidum*	16	4 月 Apr.	94	2+3+4	-10.93**	3	0.15	-0.09**	18	6 月 Jun.	156	3+4+5	-8.4***	4	0.05	-
荷花玉兰 *Magnolia grandiflora*	13	4 月 Apr.	118	4	-17.03**	2+3	0.38*	-0.13**	13	5 月 May.	136	3+4+5	-9.86**	3	0.09	-
楝树 *Melia azedarach*	19	4 月 Apr.	98	2+3	-5.73**	2+3	0.19*	0.02*	20	4 月 Apr.	119	2+3	-6.49**	3	0.14**	0.02**
水杉 *Metasequoia glyptostroboides*	19	3 月 Mar.	91	2+3	-3.45**	2+3	0.19**	-	-	-	-	-	-	-	-	-
桑 *Morus alba*	13	4 月 Apr.	97	2+3	-7.45**	2+3+4	0.40**	-	8	4 月 Apr.	113	2+3	-8.77*	2	0.03	-
三球悬铃木 *Platanus orientalis*	9	4 月 Apr.	96	2+3+4	-10.85*	2+3	0.20	-	-	-	-	-	-	-	-	-

枫杨 *Pterocarya stenoptera*	17	3 月 Mar.	76	1+2+3	-6.23***	1+2+3	0.18*	0.02**	17	4 月 Apr.	99	3	-6.41*	4	0.08	-
刺槐 *Robinia pseudoacacia*	19	4 月 Apr.	92	2+3+4	-7.94***	2+3	0.16	-0.07***	19	4 月 Apr.	109	2+3	-6.4***	3	0.09*	-
檫木 *Sassafras tzumu*	9	3 月 Mar.	90	11	7.58	2+3	0.16	-	9	2 月 Feb.	47	9+10	13.38	1	-0.13	-
香椿 *Toona sinensis*	8	4 月 Apr.	92	11	7.76*	2+3+4	0.30*	0.02*	-	-	-	-	-	-	-	-
乌桕 *Triadica sebifera*	18	4 月 Apr.	105	3	-6.17**	2+3	0.22*	-0.04*	12	6 月 Jun.	162	5	-5.00*	4+5	0.07	-
玉兰 *Yulania denudata*	18	3 月 Mar.	86	2+3	-4.68**	2+3	0.15	-	18	2 月 Feb.	57	12+1+2	-8.64**	12	0.17	-0.19*
紫玉兰 *Yulania liliiflora*	15	3 月 Mar.	91	2+3	-6.97***	2+3	0.22*	0.02*	16	3 月 Mar.	91	2+3	-4.58*	1	0.10	-
枣 *Ziziphus jujuba*	12	4 月 Apr.	109	2+3	-8.91***	2+3	0.17*	0.02*	12	5 月 May.	143	4	-7.28**	3	0.09*	-

注：**年数 N** 为监测物种物候的年数；**月份**为各物种物候期的平均月份；**物候期**为 1 月 1 日以来各物候期的平均天数；**temp** 为温度的缩写形式；**最佳温度组合**是展叶期与温度进行回归的最佳温度月份组合；**斜率 1（d/℃）**为物候期与最佳温度组合的回归的斜率值；**pre** 为降水的缩写形式；**最佳降水组合**是各物候期与降水进行回归的最佳降水月份组合；**斜率 2（d/mm）**为物候期与最佳降水组合的回归的斜率；**温度*降水**为温度与降水的交互作用。-表明物种对交互作用不敏感。***代表 P<0.001；**代表 0.001<P<0.01；*代表 0.01 < P < 0.05。下同。

Note: **N** is the number of years for monitoring species' phenology；**Month** is the average month of each phenological period of each species；**Julian Day** is the average number of days of each phenological period since January 1；**Temp** is the abbreviated form of temperature；**Best temp model** is the best temperature month combination of the regression of each phenological period and temperature；**Slope1 (d/℃)** is the slope value of the regression of the best temperature combination；**Pre** is the abbreviated form of precipitation；**Best pre model** is the best precipitation month combination of the regression of each phenological period and precipitation；**Slope2 (d/mm)** is the slope of the regression between phenological period and best precipitation combination. **Temp*pre** is the interaction between temperature and precipitation. - indicates that the species is not sensitive to the interaction；*** represents P < 0.001；** represents 0.001 < P < 0.01；* represents 0.01 < P < 0.05. The same below.

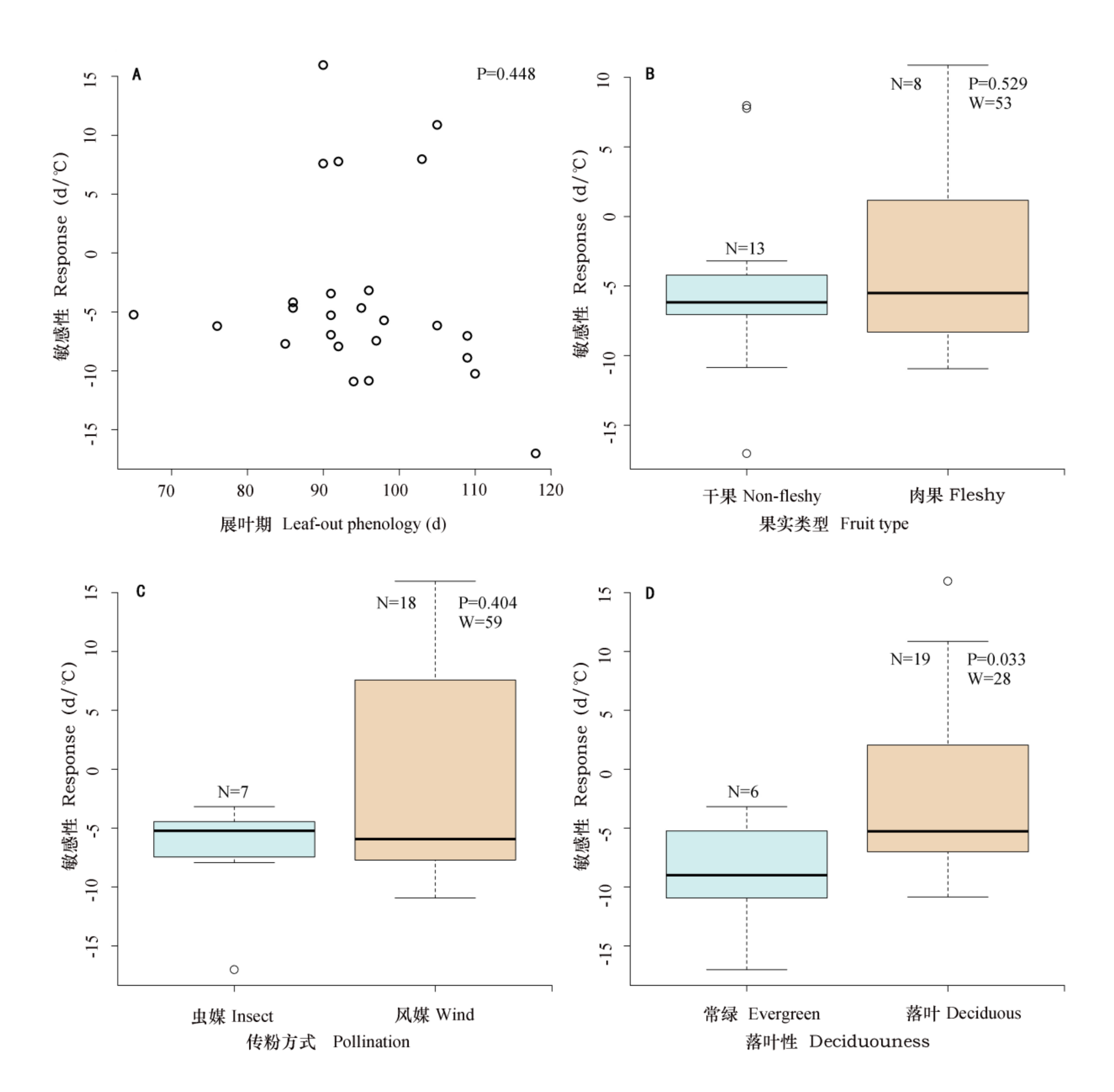
表 2 叶变色和落叶物候的基本信息和回归模型的参数估计

TABLE 2 Basic information of leaf-coloring phenology and defoliation phenology and parameter estimation of regression model

中文名 Chinese name 拉丁名 Latin name	叶变色物候 Leaf-coloring phenology								落叶物候 Defoliation phenology							
	年数 N	月份 Month	物候期 Julian day	最佳温度月份组合 Best temp month model	斜率 1 Slope1 （d/℃）	最佳降水月份组合 Best pre month model	斜率 2 Slope2 （d/mm）	温度*降水 Temp *pre	年数 N	月份 Month	物候期 Julian day	最佳温度月份组合 Best temp month	斜率 1 Slope1 （d/℃）	最佳降水月份组合 Best pre monthmodel	斜率 2 Slope2 （d/mm）	温度*降水 Temp*pre
合欢 *Albizia julibrissin*	14	10 月 Oct.	302	6	14.18	8	-0.19	-	17	11 月 Nov.	306	9+10	17.17	10+11	0.30	-
构树 *Broussonetia papyrifera*	14	10 月 Oct.	278	9+10	25.34**	9	-0.18	-	13	11 月 Nov.	307	4	-14.30*	9+10+1	0.49	-
板栗 *Castanea mollissima*	14	10 月 Oct.	276	10	9.39*	8+9+10	0.25	-	14	10 月 Oct.	292	2+3+4	-9.96*	9+10	0.44**	0.04*
紫荆 *Cercis chinensis*	12	9 月 Sep.	262	10+11+12	24.94**	8	0.12	-	16	9 月 Sep.	266	1	-8.40*	8	0.13	-0.08*
南酸枣 *Choerospondias axillaris*	15	10 月 Oct.	284	5+6+7	16.36**	9	-0.27*	-	15	10 月 Oct.	296	9+10	10.07*	8+9+10	-0.32*	-
梧桐 *Firmiana simplex*	16	10 月 Oct.	286	10	16.56**	10	-0.10	-	17	10 月 Oct.	304	11+12+1	15.73	8+9+10	-0.17	-
胡桃 *Juglans regia*	9	10 月 Oct.	275	11+12+1	12.74	9	0.15	-	9	10 月 Oct.	298	6+7+8	-17.91	8+9+10	0.39	-
楝树 *Melia azedarach*	14	9 月 Sep.	263	5+6+7	37.47*	9	-0.53	-	16	10 月 Oct.	289	10	17.53*	8	-0.09	0.20**
水杉 *Metasequoia glyptostroboides*	17	9 月 Sep.	272	10+11+12	24.6***	8+9	0.45**	-	17	11 月 Nov.	309	2+3	-14.82*	9	0.40	-
枫杨 *Pterocarya stenoptera*	15	10 月 Oct.	288	7	18.19***	9+10	-0.37**	18.19*	15	10 月 Oct.	297	10	12.82**	9	-0.24	0.20**
刺槐 *Robinia pseudoacacia*	18	9 月 Sep.	275	10+11+12	27.14***	8	0.11	-	18	10 月 Oct.	290	5+6+7	21.97*	9+10	-0.21	-
檫木 *Sassafras tzumu*	8	10 月 Oct.	264	5	-4.64	7	-0.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-
乌桕 *Triadica sebifera*	16	10 月 Oct.	285	5+6+7	21.61**	2+3	0.22*	-	16	10 月 Oct.	301	7	16.96*	8	-0.17	0.20**
玉兰 *Yulania denudata*	12	9 月 Sep.	264	1+2+3	-11.58**	8+9	-0.20	-	13	10 月 Oct.	287	4	-8.45*	8	-0.12	-0.08**
紫玉兰 *Yulania liliiflora*	10	9 月 Sep.	254	9	28.74*	7+8+9	-0.56	0.75**	9	9 月 Sep.	274	10	26.76*	7	-0.21	0.05*
枣 *Ziziphus jujuba*	10	10 月 Oct.	281	9	5.54	10	-0.08	-	9	11 月 Nov.	310	10+11	-12.67	9	0.23	-

2.4 不同功能群物候对气候变化响应的差异性

不同展叶早晚、果实类型、传粉方式的物种均与对温度的响应无显著相关，但不同落叶性的物种表现出对温度的响应有显著差异（图 2）。开花早晚、果实类型、传粉方式、不同落叶性均对植物开花物候对温度的响应无显著影响（图 3）。叶变色的早晚和落叶的早晚均与温度的响应无显著影响（图 4：A，B）。

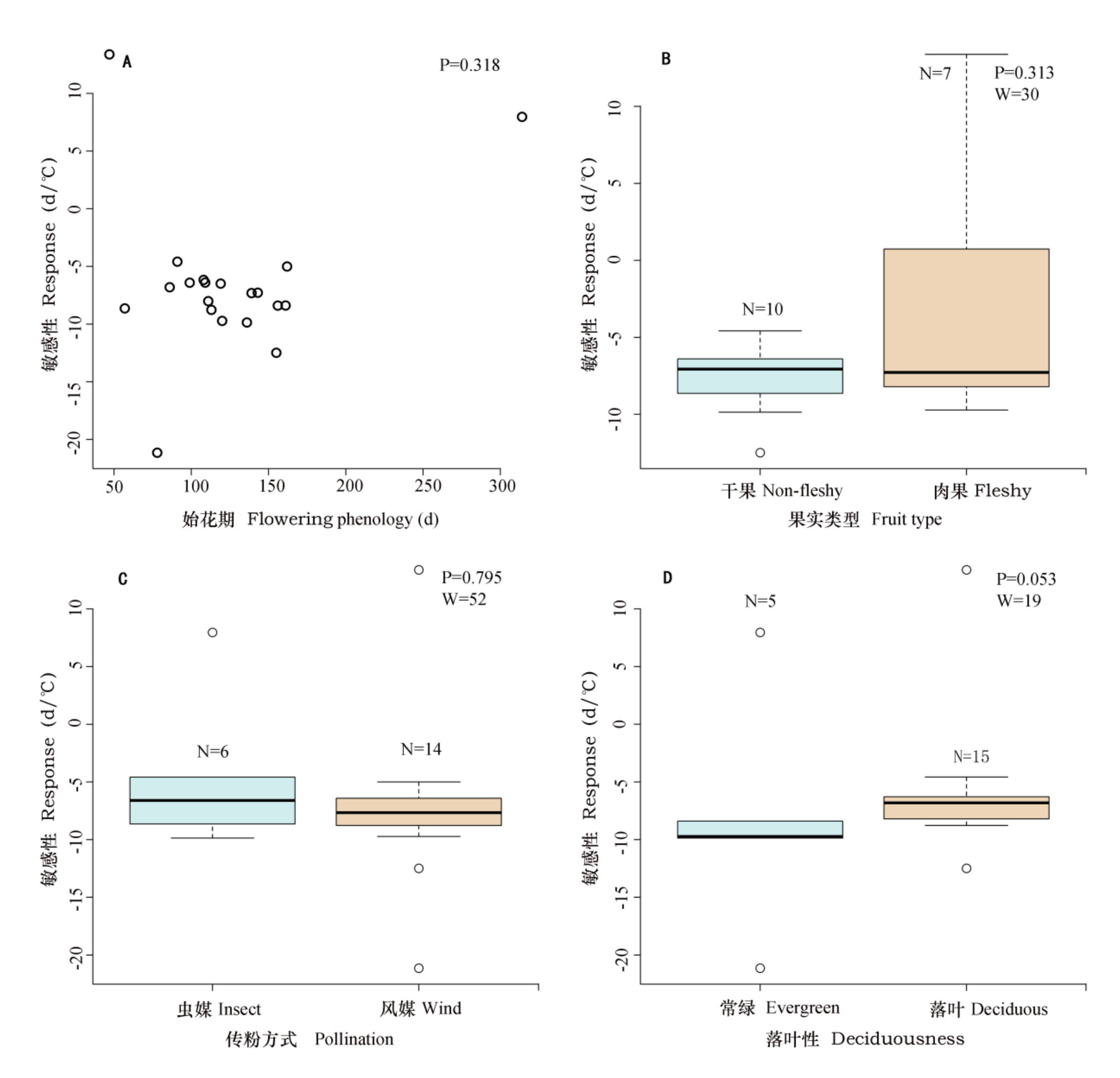


A. 展叶时间早晚；**B**. 果实类型；**C**. 传粉方式；**D**. 落叶性。

A. Earliness of leaf-out date；**B**. Fruit type；**C**. Pollination mode；**D**. Deciduouness.

图 2 不同功能群物种的展叶物候对温度变化的响应

Fig.2 Response of leaf-out phenology to temperature with different functional groups

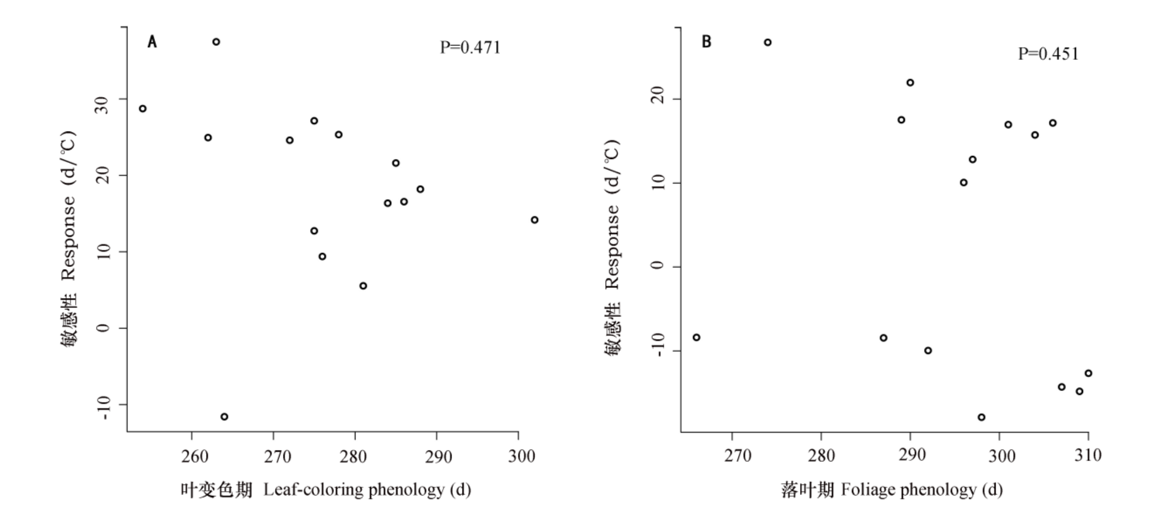


A. 开花时间早晚；**B**. 果实类型；**C**. 传粉方式；**D**. 落叶性。

A. Earliness of flowering date；**B**. Fruit type；**C**. Pollination mode；**D**. Deciduouness.

图 3 不同功能群物种的开花物候对温度变化的响应

Fig.3 Response of flowering phenology to temperature with different functional groups



A. 叶变色期；B. 落叶期。

A. Leaf-coloring phenology；B. Foliage phenology.

图 4 秋季物候早晚与物候对温度变化敏感性的关系

Fig.4 Relationship between response of autumn phenology to temperature and earliness of autumn phenology

3 讨论

3.1 春季物候对气候变化的响应

本研究发现超过 80%的物种的展叶期和开花期受春季温度的调控，这与温带地区春季物候对气候变化响应的研究结果基本一致，包括亚洲（Dai et al., 2014; Chen et al., 2015; Ge et al., 2015）、欧洲（Menzel et al., 2006; Vitasse et al., 2011; Fu et al., 2014）和北美洲（Abu-Asab et al., 2001; Miller-Rushing & Primack, 2008; Calinger et al., 2013）。本研究地点长沙的开花平均响应速率（-6.53 d/℃）比纬度高的西安（Dai et al., 2013）的开花物候响应速率（5.99 d/℃）要大。这与之前的一些认识不一致，如在北半球，在季节变化更强的高纬度地区，植物物候对气候响应的程度更高（Jones et al., 2012）。最近也有一些研究发现，在中国低纬度地区的木本植物的春季物候响应趋势比高纬度地区更强（Chen & Xu, 2012; Dai et al., 2014; Ge et al., 2015）；对分布广泛的绶草的研究中发现，物候对气候变化的响应沿纬度的升高而减弱（Song et al., 2020），这与我们的结果是相符合的。

本文的结果显示大部分物种的展叶和开花都对物候事件前几个月的温度敏感，此研究结果与温带地区的一些研究结果相符合（Menzel et al., 2006；Du et al., 2017；Calinger et al., 2013），也与亚热带的一些研究结果相一致（Park & Schwartz, 2015; Wang et al., 2015）。这一结果证实了物候事件前几个月的温度才是物候变化最好的指示器，而不是物候事件当月的温度（Fitter & Fitter, 2002; Miller-Rushing & Primack, 2008）。

我们发现大部分物种的展叶时间与展叶事件前 1~3 个月的降水有显著关系，这与之前的结论是相一致：如在对西安的研究中发现，植物展叶时间与展叶事件前 1 月的降水有较明显的相关关系（白洁等，2010）。但只有 1/3 的物种的开花时间对降水敏感，这与之前的研究结论也是相符的（Abu-Asab et al., 2001; Sparks et al., 2006）。物候期与物候事件前温度和降水的关系表现为：部分主要受温度影响，部分受降水影响。春季物候最终提前或推迟取决于温度和降水相互协同或抵消后的结果（Gordo & Sanz, 2009; Morin et al., 2010）。

本文的研究表明大部分物种的展叶期对温度和降水的交互作用敏感，少数物种的开花期对温度和降水的交互作用敏感。有温带的研究表明，温度与冬季降水的交互作用对植物的展叶与开花物候没有显著影响（Du et al., 2017）。亚热带地区植物与温带地区植物对气候的响应机制不同，这可能是造成研究差异的原因。为了更有效地建模和预测物候变化，特别是在研究缺乏的亚热带生态系统中，需要更深地了解温度和降水的交互作用如何对物候产生影响。

3.2 秋季物候对气候变化的响应

超过 70%的物种表现出了叶变色期和落叶期与温度间的显著相关性，且大部分物种的叶变色期和落叶期都表现出随温度升高而推迟的趋势。以前的研究发现温度升高会造成秋季叶衰老物候的推迟（Menzel et al., 2006; Piao et al., 2006; Ge et al., 2015），这与本文的结果是一致的。降水被认为是影响秋季物候的另一个重要的因素（Munne-Bosch & Alegre, 2004; Estrella & Menzel, 2006; Anderegg et al., 2013; Dreesen et al., 2014），这与本文的研究结果不一致。本研究表明，亚热带地区的叶衰老物候受降水影响较小，主要受温度调控。

温带研究发现，秋季物候受温度和降水的共同作用影响（邓莉君，2017; 王明等，2020）。我们发现仅有少数物种的叶变色期和落叶期受到温度与降水的共同作用影响，表明亚热带地区植物叶变色和落叶物候的环境驱动因子可能不同。我们的结果对丰富亚热带地区植物物候

与全球气候变化关系的研究具有重要意义。

3.3 不同功能群植物物候对气候变化的响应

物候期对气候的敏感性与果实类型之间的关系很少被验证。本文研究了亚热带地区不同果实类型物种的展叶物候对温度的响应，结果表明在亚热带地区，肉质果和非肉质果的物种对温度的响应相似，而这种模式背后的机制还需要进一步的研究。

本文首次研究了亚热带地区虫媒和风媒植物物候与对温度的敏感性之间的差异。以前的研究发现早开花物种比晚开花物种对气候变暖的响应更敏感（Fitter & Fitter, 2002; Menzel et al., 2006; Calinger et al., 2013），风媒传粉植物通常比虫媒传粉植物开花更早（Faegri & Pijl, 1979; Du et al., 2015），而本研究并没有发现风媒传粉植物比虫媒传粉植物的响应更大，这可能是由于传粉昆虫在气候变化下所经受的极端低温较高，从进化上虫媒植物也需要较快提高花期从而与传粉昆虫匹配，减少败育的几率（Waser, 1979; Kudo, 2008; Rafferty & Ives, 2011）。

常绿树种和落叶树种的展叶物候对气候的响应表现出显著差异，开花物候对气候的响应表现出无显著差异。在温带地区，落叶树种展叶明显早于常绿树种（Panchen et al., 2014）；在亚热带地区，不同落叶性树种的展叶物候和温度显著相关（潘元琪，2019），这与我们的结论相符合。常绿树种和落叶树种在开花前期，对降水的稳定性有一定需求，当月降水波动较大时，物种可能无法及时对温度等气候因子响应（潘元琪，2019），造成不同落叶性树种的开花物候对气候的响应无明显差异。

4 结论

本研究为亚热带物候对气候变化响应研究方面提供了重要的案例。亚热带地区植物春季物候显著提前，秋季物候显著推迟，这种改变会导致植物生长季明显延长。对秋季物候应对气候变化的研究能够加深对叶衰老机制的了解，并提高预测叶衰老物候、碳循环和气候变化的可能性（Zani et al., 2020）。我们的结果表明温度和降水对亚热带物候的重要性。评估植物物候对气候的响应里功能群水平的变异性是了解气候变化如何改变生态系统的关键步骤。但本文的研究显示亚热带地区不同功能群的物种对温度的响应大部分无显著差异，说明气候变化对亚热带地区不同功能群的影响程度大部分趋同。这些结果对将来预测亚热带物候事件具有重要意义。

参考文献：

ABU-ASAB MS, PET1 ERSON PM, SHETLER SG, et al., 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area[J]. Biodivers Conserv, 10(4): 597-612.

AHRENDS HE, ETZOLD S, KUTSCH WL, et al., 2009. Tree phenology and carbon dioxide fluxes: use of digital photography for process-based interpretation at the ecosystem scale[J]. Clim Res, 39(3): 261-274.

ANDEREGG WRL, PLAVCOVÁ L, ANDEREGG LDL, et al., 2013. Drought's legacy: multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk[J]. Global Change Biol, 19(4): 1188-1196.

BAI J, GE QS, DAI JH, et al., 2010. Relationship between woody plants phenology and climate factors in Xi’ an, China[J]. Chin J Plant Ecol, 34(11): 1274-1282. [白洁，葛全胜，戴君虎，等，2010. 西安木本植物物候与气候要素的关系[J]. 植物生态学报，34（11）：1274-1282.]

BEAUBIEN EG, FREELAND HJ, 2000. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature[J]. Int J Biometeorol, 44(2): 53-59.

BOLMGREN K, LÖNNBERG K, 2005. Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time[J]. Int J Plant Sci, 166(4): 663-670.
BONAN GB, 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests[J]. Science, 320(5882): 1444-1449.
CALINGER KM, QUEENBOROUGH S, CURTIS PS, 2013. Herbarium specimens reveal the footprint of climate change on flowering trends across north-central North America[J]. Ecol Lett, 16(8): 1037-1044.
CARADONNA PJ, ILER AM, INOUYE DW, 2014. Erratum: Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community[J]. P Natl Acad Sci USA, 111(13): 4916-4921.
CHEN X, AN S, INOUYE DW, et al., 2015. Temperature and snowfall trigger alpine vegetation green-up on the world's roof[J]. Global Change Biol, 21(10): 3635-3646.
CHEN X, XU L, 2012. Temperature controls on the spatial pattern of tree phenology in China's temperate zone[J]. Agr Forest Meteorol, 154: 195-202.
CHUINE I, BONHOMME M, LEGAVE JM, et al., 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break[J]. Global Change Biol, 22(10): 3444-3460.
COOK BI, WOLKOVICH EM, PARMESAN C, 2012. Divergent responses to spring and winter warming drive community level flowering trends[J]. P Natl Acad Sci USA, 109(23): 9000-9005.
DAI J, WANG H, GE Q, 2013. Multiple phenological responses to climate change among 42 plant species in Xi’an, China[J]. Int J Biometeorol, 57(5): 749-758.
DAI J, WANG H, GE Q, 2014. The spatial pattern of leaf phenology and its response to climate change in China[J]. Int J Biometeorol, 58(4): 521-528.
DENG LJ, 2017. Response of plant phenology to climate change in North China and Surveillance Camera-based Monitoring of Plant Flowering Phenology[D]. Beijing: China University of Geosciences. [邓莉君，2017. 中国华北植物物候对气候变化的响应分析及基于监控相机的花期监测[D]. 北京：高等教育出版社：21-29.]
DEVAUX C, LANDE R, PORCHER E, 2014. Pollination ecology and inbreeding depression control individual flowering phenologies and mixed mating[J]. Evolution, 68(11): 3051-3065.
DREESEN FE, DE BOECK HJ, JANSSENS IA, et al., 2014. Do successive climate extremes weaken the resistance of plant communities? An experimental study using plant assemblages[J]. Biogeosciences, 11(1): 109-121.
DU Y, CHEN J, WILLIS CG, et al., 2017. Phylogenetic conservatism and trait correlates of spring phenological responses to climate change in northeast China[J]. Front Ecol Evol, 7(17): 6747-6757.
DU Y, MAO L, QUEENBOROUGH SA, et al., 2015. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of C hina[J]. Global Ecol Biogeogr, 24(8): 928-938.
DU Y, PAN Y, MA K, 2019. Moderate chilling requirement controls budburst for subtropical species in China[J]. Agr Forest Meteorol, 278: 107693.
ESTRELLA N, MENZEL A, 2006. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany[J]. Clim Res, 32(3): 253-267.
EVERILL PH, PRIMACK RB, ELLWOOD ER, et al., 2014. Determining past leaf-out times of New England's deciduous forests from herbarium specimens[J]. Am J Bot, 101(8): 1293-1300.

FAEGRI K, Pijl L, 1979. The Principles of Pollination Ecology[J]. J Ecol, 3(2).

FITTER AH, FITTER RSR, 2002. Rapid changes in flowering time in British plants[J]. Science, 296(5573): 1689-1691.

FU Y H, PIAO S, OP DE BEECK M, et al., 2014. Recent spring phenology shifts in western C entral E urope based on multiscale observations[J]. Global Ecol Biogeogr, 23(11): 1255-1263.

FU YH, PIAO S, VITASSE Y, et al., 2015. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980–2012: effects of chilling, precipitation and insolation[J]. Gcb Bioenergy, 21(7): 2687-2697.

GALLINAT AS, PRIMACK RB, WAGNER DL, 2015. Autumn, the neglected season in climate change research[J]. Trends Ecol Evol, 30(3): 169-176.

GE QS, WANG H, RUTISHAUSER T, et al., 2015. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis[J]. Global Change Biol, 21(1): 265-274.

GORDO O, SANZ JJ, 2010. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems[J]. Gcb Bioenergy, 16(3): 1082-1106.

HARRIS I, OSBORN TJ, JONES P, et al., 2020. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset[J]. Sci Data, 7(1): 1-18.

HU XL, CHANG ZY, DU YJ, 2017. Effects of pollination mode and fruit type on reproductive phenology of woody plants[J]. Guihaia, 37(3): 315-321. [胡小丽，常朝阳，杜彦君，2017. 传粉方式和果实类型对木本植物繁殖物候的影响[J].广西植物：37（3）：315-321.]

HU XL, ZHANG YJH, MI XC, et al., 2015. Influence of climate, phylogeny, and functional traits on flowering phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest, East China[J]. Biodivers Sci, 23(05): 601-609. [胡小丽，张杨家豪，米湘成，等，2015. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候：气候因素、系统发育关系和功能性状的影响[J].生物多样性：23（05）：601-609.]

JOLLY WM, RUNNING SW, 2004. Effects of precipitation and soil water potential on drought deciduous phenology in the Kalahari[J]. Global Change Biol, 10(3): 303-308.

JONES PD, LISTER DH, OSBORN TJ, et al., 2012. Hemispheric and large-scale land-surface air temperature variations: An extensive revision and an update to 2010[J]. J Geophys Res-Planet, 117(D5).

KUDO G, IDA TY, TANI T, 2008. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants[J]. Ecology, 89(2): 321-331.

LESSARD-THERRIEN M, DAVIES TJ, BOLMGREN K, 2014. A phylogenetic comparative study of flowering phenology along an elevational gradient in the Canadian subarctic[J]. Int J Biometeorol, 58(4): 455-462.

LEUZINGER S, ZOTZ G, ASSHOFF R, et al., 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe[J]. Tree Physiol, 25(6): 641-650.

MAZER SJ, TRAVERS SE, COOK BI, et al., 2013. Flowering date of taxonomic families predicts phenological sensitivity to temperature: implications for forecasting the effects of climate change on unstudied taxa[J]. Am J Bot, 100(7): 1381-1397.

MENZEL A, SPARKS TH, ESTRELLA N, et al., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern[J]. Global Change Biol, 12(10): 1969-1976.

MENZEL A., 2003. Plant phenological anomalies in Germany and their relation to air temperature and NAO[J]. Climatic Change, 57(3): 243-263.

MILLER-RUSHING AJ, PRIMACK RB, 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective[J]. Ecology, 89(2): 332-341.

MOLAU U, NORDENHÄLL U, ERIKSEN B, 2005. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10-year study from Swedish Lapland[J]. Am J Bot, 92(3): 422-431.
MORELLATO LPC, ALBERTON B, ALVARADO ST, et al., 2016. Linking plant phenology to conservation biology[J]. Biol Conserv, 195: 60-72.
MORIN X, ROY J, SONIÉ L, et al., 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change[J]. New Phytol, 186(4): 900-910.
MUNNé-BOSCH S, ALEGRE L, 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress[J]. Funct Plant Biol, 31(3): 203-216.
MYERS N, MITTERMEIER RA, Mittermeier CG, et al., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities[J]. Nature, 403(6772): 853-858.
PAN YQ, 2019. The phenological response of woody plants in the evergreen broad-leaved forest of Gutianshan to climate[D]. Chengdu: Chengdu University of Technology. [潘元琪，2019. 古田山常绿阔叶林木本植物物候对气候的响应研究[D].成都：成都理工大学：35-37.]
PANCHEN ZA, PRIMACK RB, NORDT B, et al., 2014. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy[J]. New Phytol, 203(4): 1208-1219.
PARK IW, SCHWARTZ MD, 2015. Long-term herbarium records reveal temperature-dependent changes in flowering phenology in the southeastern USA[J]. Int J Biometeorol, 59(3): 347-355.
PARMESAN C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change[J]. Annu Rev Ecol Evol S, 37: 637-669.
PEÑUELAS J, FILELLA I, 2009. Phenology feedbacks on climate change[J]. Science, 324(5929): 887-888.
PIAO S, FANG J, ZHOU L, et al., 2006. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation[J]. Global Change Biol, 12(4): 672-685.
QIAN S, CHEN X, LANG W, et al., 2021. Examining spring phenological responses to temperature variations during different periods in subtropical and tropical China[J]. Int J Climatol, 41: E3208-E3218.
R Core Team, 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing v. 4.0.3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
RAFFERTY NE, IVES AR, 2011. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions[J]. Ecol Lett, 14(1): 69-74.
ROOT TL, PRICE JT, HALL KR, et al, 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants[J]. Nature, 421(6918): 57-60.
SARGENT RD, ACKERLY DD, 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities[J]. Trends Ecol Evol, 23(3): 123-130.
SCHWARTZ MD, 1999. Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century[J]. Int J Biometeorol, 42(3): 113-118.
SONG Z, DU Y, PRIMACK RB, et al., 2021. Surprising roles of climate in regulating flowering phenology in a subtropical ecosystem[J]. Ecography, 44: 1379-1390.
SONG Z, FU Y H, DU Y, et al., 2020. Flowering phenology of a widespread perennial herb shows contrasting responses to global warming between humid and non-humid regions[J]. Funct Ecol, 34(9): 1870-1881.
SONG Z, FU YH, DU Y, et al., 2021. Global warming increases latitudinal divergence in flowering dates of a perennial herb in humid regions across eastern Asia[J]. Agr For Meteorol,

296: 108209.

SPARKS TH, HUBER K, CROXTON PJ, 2006. Plant development scores from fixed-date photographs: the influence of weather variables and recorder experience[J]. Int J Biometeorol, 50(5): 275-279.

VITASSE Y, FRANÇOIS C, DELPIERRE N, et al., 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees[J]. Agr Forest Meteorol, 151(7): 969-980.

WANG H, DAI J, ZHENG J, et al., 2015. Temperature sensitivity of plant phenology in temperate and subtropical regions of China from 1850 to 2009[J]. Int J Climatol, 35(6): 913-922.

WANG M, SANG WG, 2020. The change of phenology of tree and shrub in warm temperate zone and their relationships with climate change[J]. Ecol Sci, 39: 164-175. [王明，桑卫国，2020. 暖温带乔木和灌木物候变化及对气候变化的响应[J].生态科学：39（1）：164-175.]

WASER NM, 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (Fouquieria splendens)[J]. Oecologia, 39(1): 107-121.

ZANI D, CROWTHER TW, MO L, et al., 2020. Increased growing-season productivity drives earlier autumn leaf senescence in temperate trees[J]. Science, 370(6520): 1066-1071.

ZHENG JY, YIN YH, LI BY, 2010. A new scheme for climate regionalization in China[J]. Acta Geogr Sin, 65（1）：3-12. [郑景云，尹云鹤，李炳元，2010. 中国气候区划新方案[J].地理学报：65（1）：3-12.]

ZOHNER CM, BENITO BM, SVENNING JC, et al., 2016. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants[J]. Nat Clim Change, 6(12): 1120-1123.

ZOHNER CM, RENNER SS, 2014. Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates, combined with herbarium records, forecasts long-term change[J]. Ecol Lett, 17(8): 1016-1025.